Russian Entomol. J. 17(1): 63–70

Биотопы развития личинок и видовой состав кровососущих мокрецов (Diptera: Ceratopogonidae) горных ландшафтов Южной Сибири и Дальнего Востока

Larval habitats and species composition of bloodsucking midges (Diptera: Ceratopogonidae) in mountain landscapes of South Siberia and the Russian Far East

Н.П. Глущенко, А.Г. Мирзаева
N.P. Glushchenko & A.G. Mirzaeva

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091, Россия. E-mail: agny01@mail.ru
Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, ul. Frunze 11, Novosibirsk 630091, Russia.

KEY WORDS: bloodsucking midges, *Culicoides*, larval habitats, landscape, climate, species composition, mountains.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: кровососущие мокрецы, *Culicoides*, биотопы развития личинок, ландшафт, климат, видовой состав, горы.

РЕЗЮМЕ. В статье суммируются и обсуждаются многолетние данные авторов по составу массовых и обычных видов кровососущих мокрецов в горных районах Южной Сибири и Дальнего Востока, а также по биотопам их развития. Основной материал получен методом сбора с человека и выведением имаго из куколок. Из 60 видов кровососущих мокрецов, известных в изучаемых регионах, массовыми при нападении на человека были 11, преимущественно виды рода *Culicoides*. В местах выплода выявлено 28 видов, из них доминировали 19. Ландшафтно-климатические условия, биотопы развития личинок и антропогенное воздействие определяют состав доминирующих видов кровососущих мокрецов в различных регионах. Биотопы выплода мокрецов отличаются большим разнообразием и приурочены к различным типам ландшафта. Среди этих биотопов – влажная лесная подстилка, заболоченности различного типа, минерализованные водоемы, берега рек и ручьёв, пойменные водоёмы, мелкие временные водоёмы, скопления навоза. Кратко описаны условия основных личиночных биотопов и указаны виды *Culicoides*, доминирующие в каждом из них. Большинство массовых видов эвритопны и развиваются во многих типах биотопов. Из стенотопных видов подробно рассмотрены виды группы *obsoletus*. Они развиваются во влажной лесной подстилке и доминируют во многих горнотаёжных ландшафтах. Показаны закономерности распространения различных видов группы *obsoletus* по регионам и типам ландшафтов Южной Сибири и Дальнего Востока.

ABSTRACT. Long-term data on the species composition of bloodsucking biting midges in mountain areas of South Siberia and the Russian Far East are summarized, with attention given to abundant and common species and their larval habitats. Most of the material was collected from humans and by rearing pupae to adults. Of the 60 species of bloodsucking Ceratopogonidae known in the region, 11 ones were abundant as blood-feeders on human (mostly species of the genus *Culicoides*). In larval habitats, 28 species were recorded, with 19 being predominant. Landscape and climatic conditions, the availability of larval habitats and anthropogenic factors influence the composition of predominant species of bloodsucking Ceratopogonidae in different areas of the region. Larval habitats in the study region are diverse and confined to different landscape types. Among them are wet forest litter, various wetlands, margins of rivers and streams, floodplain bodies of water, shallow temporary bodies of water, and dung. Conditions of main larval habitats are briefly described, and predominant species of *Culicoides* are listed for each habitat. Most of the region's abundant species are eurytopic and developing in many habitat types. Of the stenotopic species, members of the *C. obsoletus*-group are considered in more detail. They inhabit wet forest litter and predominate in many boreal forest landscapes. Trends in the distribution of different species of the *C. obsoletus*-group by regions and landscape types of South Siberia and the Russian Far East are described.

В течение ряда лет в горных районах Южной Сибири и Дальнего Востока изучался видовой состав, особенности биотопического распределения кровососущих мокрецов, места их выплода, сроки развития массовых видов и сезонная динамика численности.

Горы южной Сибири и граничащих с ней районов Дальнего Востока России очень разнообразны

по своим природным условиям. Различные районы резко отличаются друг от друга, особенно значительные изменения наблюдаются с запада на восток. Общая черта ландшафта этой территории — чередование горных хребтов и обширных межгорных котловин. Влияние котловин сказывается как на перераспределении тепла и влаги, так и на гидрологическом режиме. Зональные типы ландшафтов в горах Южной Сибири соответствуют определённым климатическим условиям: степи занимают сухие и тёплые предгорья и межгорные котловины, а леса — более увлажнённые и сравнительно прохладные горные склоны [Михайлов, 1961]. Другая особенность изучаемой территории — наличие участков вечной мерзлоты и смена климата, который меняется от континентального на западе до муссонного на востоке. Горный рельеф оказывает сильное влияние и на распределение атмосферных осадков, годовое количество которых колеблется в разных регионах и на разнличных высотах от 100–200 до 1500–2500 мм [Природные условия ..., 1965].

Материал и методы

В результате проведённых исследований были изучены следующие типы ландшафтов:
1) таежные хвойные и светлохвойные леса в Иркутской обл. (верховья р. Лены, 1965–1966 гг. [Глущенко, 1969, 1972]), в Бурятии (Баргузинский заповедник, 1969 г. [Глущенко, 1987]; Тункинская котловина, 1969 г. [Мирзаева, 1974]; Муйская котловина, 1969 г. [Мирзаева, Болдаруева, 1976]) и в Читинской обл. (Верхнечарская котловина, 1975 г. [Боброва и др., 1980]);
2) предгорные леса, лесостепи и степи Тывы (1970 и 1983 гг.) и Хакасии (1971–1972 гг.) [Глущенко, 1974, 1987; Мирзаева, Глущенко, 1976; Мирзаева, 1989];
3) темнохвойные и лиственные леса Алтая (1971–1974 гг., 1978–1979 гг.) [Глущенко, Мирзаева, 1976; Глущенко, 1987; Мирзаева, 1989];
4) светлохвойные и хвойно-широколиственные леса Нижнего Приамурья (1976–1977 гг.) [Боброва и др., 1980].

Основные районы исследования и их ландшафтно-климатические условия приводятся в Табл. 1. Биотопы сбора имаго и преимагинальных стадий охарактеризованы в работах, цитированных выше.

Сборы имаго и преимагинальных стадий проводились на стационарных точках в течение полных полевых сезонов (с мая по сентябрь), за исключением двух пунктов — курортов Аршан и Саяны (Нилова Пустынь), где сборы сделаны при маршрутном обследовании в июне–июле. Применялись разнообразные методы сбора имаго мокрецов — колоколом, сачком, эксгаустером, на свет [Гуцевич, Глухова, 1970; Мирзаева, 1989]. Во всех точках сборы мокрецов выполнялись стандартным энтомологическим сачком вокруг наблюдателя (на себе) в течение 3 минут. Количественные учёты проводились не менее одного раза в 5–7 дней в часы активного лёта имаго мокрецов. Доли видов в общей численности определялись по количеству мокрецов, собранных при учётах за весь сезон, а для преимагинальных стадий — по общему количеству имаго, выведенных в лаборатории из личинок и куколок, собранных в местах выплода в течение сезона.

Результаты и обсуждение

Из 60 видов кровососущих мокрецов трёх родов (*Culicoides* Latreille, 1809, *Forcipomyia* Meigen, 1918 и *Leptoconops* Skuse, 1889), которые известны из горных районов Южной Сибири и Дальнего Востока России [Мирзаева, 1989], массовыми при нападении на человека были 11, преимущественно из рода *Culicoides* (Табл. 2). В местах выплода выявлено 28 видов, из которых доминировали 19 (Табл. 3).

Состав массовых видов при сборах с человека часто не совпадает с массовыми видами по данным выведений из основных биотопов выплода мокрецов. Такое несоответствие объясняется диффузным распределением личинок в местах выплода [Глухова, 1989; Мирзаева, 1989] и сложностью обнаружения всех личиночных биотопов в конкретной точке, особенно для таких видов, как *Culicoides pulicaris* (Linnaeus, 1758), *C. punctatus* (Meigen, 1804) и для видов группы *obsoletus*. Кроме того, многие виды (*C. reconditus* Campbell & Pelham-Clinton, 1960, *C. kibunensis* Tokunaga, 1937 (=*C. cubitalis* Edwards, 1939), *C. festivipennis* Kieffer, 1914 (=*C. odibilis* Austen, 1921), *C. circumscriptus* Kieffer, 1918, *C. manchuriensis* Tokunaga, 1941, *C. salinarius* Kieffer, 1914, *C. sibiricus* Mirzaeva, 1964) редко нападают на животных и человека и питаются преимущественно кровью птиц [Глухова, 1989; Мирзаева, 1989], причём некоторые из них (*C. manchuriensis*, *C. salinarius*) являются автогенными и откладывают первую порцию яиц без кровососания [Глухова, 1989, 2002; Мирзаева, 1989].

Биотопы выплода мокрецов в горных районах юга Сибири отличаются большим многообразием ввиду разнообразия ландшафтно-экологических условий. К числу этих биотопов относятся родниковые заболоченности, заиленные берега рек и ручьёв, различные пойменные биотопы (берега заливов, проток и стариц, заболоченности и др.), мелководья озёр, болота, мари, искусственные водоёмы (ямы, копанки, выбоины, колеи дорог, кюветы и т. д.), а также лесная подстилка в сырых местах. Личинки и куколки кровососущих мокрецов развиваются как в постоянных, так и во временных водоёмах (образовавшиеся от таяния снега, паводков, дождей и т. п.).

По нашим данным, большинство видов эвритопны и выплаживаются почти во всех типах водоёмов, перечисленных выше (*C. pulicaris*, *C. fascipennis* (Staeger, 1839), *C. subfascipennis* Kieffer, 1919, *C.*

Таблица 1. Основные ландшафтно-климатические особенности обследованных районов.
Table 1. Landscape and climatic characteristics of study areas and localities.

Пункт обследования, ландшафт, год проведения сборов / Locality, landscape, year	Высота над у. м. (м) / Altitude (m)	Средняя T° июля (°C) / Average T°C for July	Средняя T° января (°C) / Average T°C for January	Безморозный период (дни) / Duration of frost-free period (days)	Годовая сумма тепла (°C) / Annual sum of T°C	Годовая сумма осадков (мм) / Annual precipitation (mm)
Горный Алтай / Gorny Altai						
пос. Артыбаш (Турочакский р-н), темнохвойная тайга, 1974 г.	473	17–18	–12...–16	80–100	1200–1600	854–902
пос. Актел (Шебалинский р-н), лиственничные леса, 1979 г.	350–500 (до 2100)	12–20	–16...–20	100–110	1600–2200	750–1000
Хакасия (Западный Саян) / Khakassia (West Sayan)						
пос. Коммунар (Ширинский р-н), темнохвойная тайга, 1971 г.	400–600	20	–20	91–114	1000–1400	789
пос. Туим (Ширинский р-н), лесостепь, 1971 г.	250–300	17	–18	96	2000	252–266
пос. Шира (Ширинский р-н), степь, 1971 г.	250–300	17	–18	80–100	2000	252–266
Тыва / Tuva						
пос. Туран (Пий-Хемский кожуун), лесостепь, 1970 г.	600–800	20	–25	70	1400	180–300
пос. Тора-Хем (Тоджинский кожуун), лиственничные леса, 1983 г.	800–1200	15	–27,3	65	1000	350
Иркутская обл. (Западное Прибайкалье) / Irkutsk Prov.						
пос. Козлово (Качугский р-н), светлохвойные леса, 1965 г.	300–800	18	–22...–24	80	1500	300–400
пос. Тарасово (Усть-Кутский р-н), светлохвойные леса, 1965 г.	300–800	18–22	–22...–28	77	1400	450–500
Бурятия (Восточный Саян) / Buryatia (East Sayan)						
пос. Давше (Северобайкальский р-н), темнохвойные и лиственничные леса, 1969 г.	600–1200	13,2	–16,2	80–120	1000–1500	700–1200
пос. Зактуй (Тункинский р-н), темнохвойные и смешанные леса, 1969 г.	750	18,6	–19	90–100	1000–1300	350–400
пос. Монды (Тункинский р-н), лиственничные леса, 1969 г.	1250	17–18	–18	90	1400	300
курорт Аршан (Тункинский р-н), темнохвойные и смешанные леса, 1969 г.	1000	нет данных	нет данных	нет данных	нет данных	нет данных
курорт Саяны (Тункинский р-н), смешанные леса, 1969 г.	950	нет данных	нет данных	нет данных	нет данных	нет данных
пос. Муя (Баунтовский р-н), берёзово-лиственничные и лиственнично-сосново-еловые леса, 1975 г.	450–500	17,7	–18	80–120	1650	370
Читинская обл. / Chita Prov.						
пос. Чара (Каларский р-н), лиственничные леса, 1975 г.	630–1100	16,4	–33,7	65–105	1000	328
Хабаровский край (Приамурье) / Khabarovsk Terr.						
пос. Пивань (Комсомольский р-н), хвойно-широколиственные леса, 1976 г.	300–800	17–21	–26	160	2100	400–500 (до 950)
пос. Ургал (Верхне-Буреинский р-н), светлохвойные леса, 1977 г.	400–900	20	–28	149	2046–2148	500–900

ПРИМЕЧАНИЕ. Ландшафтно-климатические условия приведены по источнику: Природные условия ... [1965].
NOTE. Landscape and climatic characteristics follow: Prirodnye usloviya ... [1965].

festivipennis, *C. manchuriensis*, *C. helveticus* Callot, Kremer & Deduit, 1962, *C. stigma* (Meigen, 1818) и др.). Наряду с этим, ряд видов приурочен к конкретным биотопам. Например, *C. sibiricus*, *C. sphagnumensis* Williams, 1955 и *C. manchuriensis* выплаживаются преимущественно в заболоченных местах, как правило, на малонаселённых человеком территориях. *C. manchuriensis* становится абсолютным доминантом в заболоченностях-марях (смешанные леса Приамурья, Верхнечарская котловина) (Табл. 2), а *C.*

albicans (Winnertz, 1852) и *C. sphagnumensis* — в сфагновых болотах таёжных лесов.

Culicoides riethi Kieffer, 1914 и *C. circumscriptus* обычно развиваются в сильно минерализованных водоёмах. Первый вид чаще обитает в водоёмах, сильно загрязнённых органическими остатками и постоянно посещаемых сельскохозяйственными животными. Такие водоёмы обычно находятся около животноводческих хозяйств и у посёлков. *C. circumscriptus* чаще всего встречается в различных водоеёмах на окраинах посёлков, в водоёмах грунтового происхождения, в фильтрационных лужах. *C. gutsevichi* Sen & Das Gupta, 1958 развивается преимущественно в родниковых заболоченностях, где в достаточном количестве имеются разлагающиеся органические остатки, и происходит постоянный приток воды, обогащённой кислородом.

Ряд стенотопных видов выплаживается лишь в немногих биотопах. Прежде всего, к ним относятся обитатели влажной лесной подстилки — мокрецы группы *obsoletus*: *C. chiopterus* (Meigen, 1830), *C. glushchenkoae* Glukhova, 1989, *C. gornostaevae* Mirzaeva, 1984, *C. obsoletus* (Meigen, 1818) и *C. sinanoensis* Tokunaga, 1937. Мокрецы этой группы достигают наибольшей численности и представлены наибольшим числом видов в горнотаёжных ландшафтах, которые занимают до 70% территории гор Южной Сибири и представлены темнохвойными, светлохвойными и хвойно-широколиственными лесами. В лесной подстилке под пологом леса во влажных и заболоченных участках создаются наиболее оптимальные условия для развития мокрецов этой группы видов (наиболее выровненный гидротермический режим, высокая относительная влажность, обилие гниющих растительных остатков, умеренные летние температуры — 17–28°C). Благодаря этому, даже в самые сухие годы сохраняется довольно высокий и постоянный уровень их численности.

Баланс влажности и температуры, а также его динамика, являются, по нашему мнению, одними из определяющих факторов, приводящих к изменению видового состава мокрецов, а также сроков их выплода. Немаловажное значение в этом процессе имеет экологическая валентность вида, способность адаптироваться к постоянно меняющимся условиям биотопов. Более эврибионтные виды группы *obsoletus* — *C. obsoletus* и *C. chiopterus* доминируют как в темнохвойных, так и в лиственничных и хвойно-широколиственных лесах Алтая, Хакассии, Прибайкалья и Приамурья. При этом, в условиях более мягкого климата велика численность *C. obsoletus* (пос. Артыбаш — 54,8%; пос. Актел — 85,7%; пос. Коммунар — 73,4%; см. Табл. 2), а в более суровых климатических условиях среди видов группы *obsoletus* самым массовым становится *C. chiopterus* (пос. Тарасово — 84,4%; пос. Давше — 32,7%; пос. Ургал — 31,6%; см. Табл. 2). Сходная картина наблюдается при сравнении точек, находящихся в одном и том же районе на разной высоте над уровнем моря. Так, в прителецкой темнохвойной тайге удельная численность *C. obsoletus* в долине озера на высоте 500 м составляла 54,8%, а *C. chiopterus* — 3,9% (пос. Артыбаш; Табл. 2); при подъёме до высоты 1800 м численность *C. obsoletus* снизилась до 12,5%, а *C. chiopterus* возросла до 76%.

Ещё более требователен к условиям обитания тепло- и влаголюбивый вид *C. sinanoensis* — типичный обитатель влажных хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья, где его доля в общей численности *Culicoides* достигает 80–90% [Амосова, 1956; Мирзаева, 1980, 1989]. В темнохвойных лесах Алтая наряду с *C. obsoletus* он является одним из массовых видов *Culicoides* и составляет 31,4% (Табл. 2). В хвойно-широколиственных и светлохвойных лесах Приамурья *C. sinanoensis* составляет 34 и 23%, соответственно (Табл. 2), а в долине р. Хунгари (северные отроги Сихотэ-Алиня, Хабаровский край) его доля в общей численности *Culicoides* достигала 90%. Наряду с этим, *C. sinanoensis* малочислен в светлохвойных лесах Прибайкалья и Забайкалья (Табл. 2), отсутствует в районах с вечной мерзлотой и в среднегорье. Дефицит влаги и тепла являются важнейшими факторами, ограничивающими развитие *C. sinanoensis* в таёжных формациях, о чём свидетельствует относительно высокая численность этого вида в темнохвойных и хвойно-широколиственных лесах с мягким климатом и значительным количеством осадков (500–1000 мм в год).

Другие виды мокрецов из группы *obsoletus* не относятся к доминантам по численности среди *Culicoides*. Из них в изученных районах наибольшая относительная численность (до 12%) отмечалась для *C. gornostaevae* и *C. glushchenkoae*. На территории Саяно-Шушенской ГЭС доля *C. gornostaevae* в отдельные годы достигала 57% [Горностаева, 1978]. *C. glushchenkoae* (ранее определяемый как *C. okumensis* Arnaud, 1956) был многочислен в крупнотравных лиственничных лесах Горного Алтая, в светлохвойных лесах Тоджинской котловины (Тыва) и в лиственничных и широколиственных лесах Приамурья (п. Ургал, отроги Сихотэ-Алиня). По всей вероятности, выплод особей этого вида в Чергинской долине на Алтае, так же как и *C. obsoletus*, который здесь доминировал (85,7% у пос. Актел; Табл. 2), происходит в верхних слоях гумусового горизонта, хорошо выраженного в этом районе. Успешному развитию этих видов способствовали обильные осадки (750–1000 мм в год). Заметная численность *C. glushchenkoae* (5,4%) и *C. obsoletus* (7,3%) в Тоджинской котловине, где осадков выпадает мало (350 мм в год), позволяет предположить, что развитие этих видов происходит в толстом слое мхов в заболоченных лесах, окружающих котловины озёр. Заболоченности вблизи озёрных котловин занимают здесь обширные площади. Таким образом, *C. glushchenkoae* и *C. obsoletus* обладают высокой эврибионтностью и многочисленны в условиях как муссонного, так и континентального климата.

Таблица 2. Доля (%) массовых видов в общей численности кровососущих мокрецов горных ландшафтов Южной Сибири и Дальнего Востока, по данным сборов с человека в течение сезона.

Table 2. Percentages (%) of abundant species among the total numbers of bloodsucking Ceratopogonidae in mountainous areas of South Siberia and the Far East, collections from humans during the season.

Вид / Species	Горный Алтай / Gorny Altai		Хакасия / Khakassia			Тыва / Tuva		Иркутская обл. / Irkutsk Prov.		Бурятия / Buryatia				Читинская обл. / Chita Prov.	Хабаровский край / Khabarovsk Terr.	
	пос. Артыбаш	пос. Актел	пос. Коммунар	пос. Туим	пос. Шира	пос. Туран	пос. Тора-Хем	пос. Козлово	пос. Тарасово	пос. Давше	пос. Закуй	курорт Аршан	пос. Муя	пос. Чара	пос. Пивань	пос. Ургал
C. obsoletus (Meigen, 1818)	54,8	85,7	73,4	8,9	0,5	0,5	6,7	4,2	2,4	2,3	11,0		1,7	4,9	35,6	13,7
C. sinanoensis Tokunaga, 1937	31,4	0,05									4,0		?		34,4	22,8
C. chiopterus (Meigen, 1830)	3,9	5,4	0,3			5,7	3,2	11,1	84,4	32,7	45,6	0,6	130	2,7	17,9	31,6
C. gornostaevae Mirzaeva, 1984	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	4,0		?	?	?	?
C. flavus Gornostaeva, 1980	?	?	?	?	?	?	?				0,1					
C. pulicaris (Linnaeus, 1758)	1,1	0,1	22,5	24,2	28,8	75,8	38,2	20,4	2,9	54,8	4,2	4,0	34,6	55,6	12,1	6,8
C. punctatus (Meigen, 1804)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	14,0	7,1	48,0	?		
C. grisescens Edwards, 1939	5,7	0,05	2,6	18,5	31,1	0,3	25,2	2,6	3,4	4,7	0,1		1,7	0,1		
C. fascipennis (Staeger, 1839)	2,9	0,06	0,4	20,7	7,1	7,7	5,1	4,6	2,3	4,0	6,5		0,9	0,6	0,1	0,8
C. subfascipennis Kieffer, 1919	0,03	0,1	0,7	9,8	10,3	5,7	3,8	1,2	1,9	0,9	0,1					
C. simulator Edwards, 1939				1,5	5,4		8,8	53,5	0,03	0,03						
C. gutsevichi Sen & Das Gupta, 1958		4,3				1,4		0,3			5,2	83,5		26,5		18,8
C. lenae Glushchenko & Mirzaeva, 1970											0,2					
C. helveticus Callot, Kremer & Deduit, 1962		0,2					2,2					0,4	0,1			
F. sibirica Bujanova, 1962		2,3					0,7									
Общая численность / Total numbers	20874	9783	7622	162	623	1086	1322	3014	7402	3397	1282	674	2392	5233	1125	2336

ПРИМЕЧАНИЯ. Сборы в окрестностях курорта Аршан проводились в июне–июле. ? — При обработке сборов в 1960–70-е годы несколько видов, описанных позднее, могли быть определены следующим образом: *Culicoides gornostaevae* — как другие виды подрода *Avaritia* Fox, 1955, чаще всего как *C. sinanoensis*; *C. flavus*, по-видимому, определялся как *C. grisescens*. Виды *C. punctatus* и *C. pulicaris* не разделялись, и материал из большинства точек определён как *C. pulicaris*.

NOTES. Collections in the vicinity of “Arshan” resort were made only in June–July. ? — In the material collected and processed in the 1960-70s, several species described later could be identified as follows: *C. gornostaevae* — as other members of the subgenus *Avaritia* Fox, 1955, most probably as *C. sinanoensis*; *C. flavus* could be identified as *C. grisescens*. *C. punctatus* was not distinguished from *C. pulicaris*, and the material from most of localities was identified as *C. pulicaris*.

Биотопами развития личинок некоторых видов мокрецов могут служить скопления навоза и разлагающихся растительных остатков. В прителецкой тайге (Горный Алтай) в куче навоза и растительных остатков около фермы наблюдался массовый выплод мокрецов *C. chiopterus*. В июне – июле было собрано более 300 свежевылетевших (слабо хитинизированных) самок и самцов данного вида [Мирзаева, 1989].

Для развития личинок большинства других мокрецов наибольшее значение имеют заболоченности различного происхождения. Родниковые заболоченности образуются при неглубоком залегании грунтовых вод; заболоченности по берегам озёрных котловин, как правило, отмечаются на участках с пониженным рельефом и вечной мерзлотой; пойменные заболоченности распространены в поймах таёжных рек с медленным течением и обусловлены частыми паводками; обширные заболоченности — мари характерны для угнетённых лиственничных лесов в районах со значительной площадью распространения вечной мерзлоты (Тоджинская, Нижнеангарская, Верхнечарская котловины и др.), служащей водоупором. Такие биотопы особенно важны в степных и лесостепных районах, где наблюдается значительный дефицит влаги.

Родниковые заболоченности, как правило, не пересыхают в течение лета, богаты органикой и кислородом. В таких биотопах развивается наибольшее число видов *Culicoides* (22), в том числе массовые: *C. pulicaris*, *C. grisescens* Edwards, 1939, *C. reconditus*, *C. fascipennis*, *C. subfascipennis*, *C. simulator* Edwards, 1939, *C. sibiricus*, *C. sphagnumensis*, *C. helveticus*. В заболоченностях — марях абсолютным доминантом становится автогенный вид *C. manchuriensis*, способный давать первую яйцекладку без кровососания, чем, очевидно, можно объяснить его доминирование на малообжитых территориях.

Менее благоприятными биотопами для выплода мокрецов являются берега горных рек и их притоков. Для горных рек Южной Сибири характерно быстрое течение и галечный грунт — условия, малопригодные для развития большинства видов *Culicoides*. Кроме того, эти реки часто подвержены весенним, летним и осенним паводкам, особенно в районах с чертами муссонного климата. Это приводит к гибели личинок, значительная часть которых сносится течением. Только реки, текущие в межгорных котловинах (Минусинская, Тоджинская, Тункинская, Верхнечарская, Муйская и др.), имеющие илисто-песчаные берега с примесью глины, образуют в понижениях рельефа большое количество заболоченностей, пригодных для массового выплода кровососущих мокрецов. Эти водоёмы хорошо прогреваются, температура воды в них на 2–5°C выше, чем в основном русле. Здесь обнаружено 17 видов, из которых многочисленны *C. pulicaris*, *C. grisescens*, *C. fascipennis*, *C. subfascipennis*, *C. festivipennis*, *C. simulator*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius* и *C. helveticus.*

Пойменные озёра и старицы из-за отсутствия проточной воды быстро мелеют, зарастают полуводной растительностью — осоками, хвощами, камышом, и пересыхают. К середине июля выплод мокрецов в них обычно прекращается. По берегам пойменных водоёмов выявлено развитие 15 видов *Culicoides*, из которых в большем количестве встречались *C. pulicaris*, *C. fascipennis*, *C. simulator*, *C. sibiricus* и *C. helveticus*. В степных водоемах доминировали *C. manchuriensis* и *C. riethi*.

Ручьи как места выплода мокрецов имеют большое значение в условиях холмистого и горного рельефа, особенно в лесостепных и степных районах. Чаще всего мокрецами заселяются берега ручьёв, вытекающих из озёр и болот. Температура воды в них на 3–6°C выше, чем в ручьях родникового происхождения. В посёлках и вблизи населённых пунктов эти водотоки часто посещаются животными, поэтому их заиленные и заболоченные берега богаты органикой. Здесь происходит выплод 17 видов *Culicoides*, среди которых доминировал *C. helveticus*, а *C. simulator*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius* и *C. sibiricus* были весьма многочислены. В Верхне-Буреинском районе берега многочисленных ручьёв, стекающих с сопок, служат, по всей вероятности, местом выплода мокрецов *Forcipomyia* (*Lasiohelea*) *sibirica* Bujanova, 1962. Подобные места выплода этого вида были выявлены на территории Красноярской ГЭС, где личинки и куколки найдены во влажном песчаном грунте под камнями [Горностаева, 1965; Горностаева, Гачегова, 1972].

Временные водоёмы (лужи, колеи дорог, ямы, канавы) в изучаемых регионах чаще всего возникают после таяния снега, в периоды дождей или из-за выхода грунтовых вод на поверхность и исчезают в сухое время года. В районах, где выпадает большое количество осадков, временные водоёмы существуют длительное время (2–3 месяца), и в теплые годы в них успевают развиться 2 поколения. Обычно эти водоёмы неглубоки (10–50 см) и хорошо прогреваются (температура воды в середине июня составляет 20–28°C). Выплод мокрецов начинается здесь раньше, чем в других водоёмах. Во временных водоёмах отмечена наибольшая плотность личинок и куколок *Culicoides*. Отмечено развитие 15 видов, доминировали *C. festivipennis*, *C. simulator*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius*, *C. helveticus*, *C. manchuriensis*, *C. riethi* и *C. stigma*.

Значительное влияние на изменение численности и состав доминирующих видов оказывает хозяйственная деятельность человека. Это влияние может быть двояким. С одной стороны, увеличение числа искусственных водоёмов вблизи строящихся поселков ведёт к повышению численности видов, тяготеющих к поселениям человека и скоплениям сельскохозяйственных животных, таких как *C. pulicaris*, *C. fascipennis*, *C. helveticus* и *C. riethi*. С другой стороны, происходит сокращение лесных массивов, осушение влажных лугов и уменьшение числа лесных ручьев. При этом происходит снижение численнос-

Таблица 3. Доля (%) массовых видов в общей численности кровососущих мокрецов горных ландшафтов Южной Сибири и Дальнего Востока, по данным выведений имаго из куколок, собранных в местах выплода в течение сезона.

Table 3. Percentages (%) of abundant species among the total numbers of bloodsucking Ceratopogonidae collected from mountainous areas of South Siberia and the Far East, adults reared from pupae collected in breeding habitats during the season.

Вид / Species	Горный Алтай / Gorny Altai		Хакасия / Khakassia	Тыва / Tuva		Иркутская обл. / Irkutsk Prov.	Бурятия / Buryatia					Читинская обл. / Chita Prov.	Хабаровский край / Khabarovsk Terr.	
	пос. Артыбаш	пос. Актел	пос. Шира	пос. Туран	пос. Тора-Хем	пос. Козлово	пос. Давше	пос. Зактуй	курорт Саяны	пос. Монды	пос. Муя	пос. Чара	пос. Пивань	пос. Ургал
C. pulicaris (Linnaeus, 1758)	0,2		1,7	0,1	1,3	1,3	1,5	0,7		32,2	16,6	0,2	1,1	2,9
C. punctatus (Meigen, 1804)	?	?	?	?	?	?	?	2,0	?	?	?	?	?	?
C. grisescens Edwards, 1939	0,1		0,7	0,1	0,8	0,5	2,9			0,9				0,2
C. reconditus Campbell & Pelham-Clinton, 1960	0,07		5,3			1,5		0,2					0,1	0,2
C. fascipennis (Staeger, 1839)	1,2	0,6	0,1	1,2	6,1	1,7	4,9	1,0		5,6	4,1	15,4	0,1	19,1
C. subfascipennis Kieffer, 1919	0,07	3,1	0,4	1,2		3,5	3,0			0,1				
C. festivipennis Kieffer, 1914	24,7	0,4			3,9	2,5		8,1		0,9			18,4	12,5
C. simulator Edwards, 1939		0,05	1,6		21,0	18,5							0,03	
C. kibunensis Tokunaga, 1937		0,2	0,1	4,5		3,6	9,2						0,03	
C. sensillatus Mirzaeva, 1971								1,1		2,3				
C. sajanicus Mirzaeva, 1971								0,2	82,3					
C. salinarius Kieffer, 1914						12,4					0,3			
C. circumscriptus Kieffer, 1918		14,7	3,2	13,8	1,6	10,2	3,9	30,4		0,7	51,0	2,4	77,6	1,6
C. manchuriensis Tokunaga, 1941		0,2	0,8	0,5	8,5	7,6	5,6	2,7	17,6	0,2	11,6	74,1		58,1
C. sphagnumensis Williams, 1955								5,3		0,5				
C. sibiricus Mirzaeva, 1964	0,8	0,6	12,3	0,2	4,5	0,6	34,0	5,8		11,7	4,1	3,9	1,9	
C. riethi Kieffer, 1914	0,05	0,5	53,4	71,1		6,1		9,0		0,2	12,0		0,03	0,3
C. stigma (Meigen, 1818)	72,5	16,9	0,6	0,03		0,8	1,9	1,4						
C. helveticus Callot, Kremer & Deduit, 1962	0,03	62,8	18,9	5,9	52,1	19,2	30,0	28,8	0,1	43,0	0,3	3,1	0,5	4,8
Общая численность / Total numbers	5016	1212	1932	6035	376	2567	889	556	18	606	343	5132	3268	692

ПРИМЕЧАНИЯ. Сборы в окрестностях курорта Саяны проводились в июне-июле. ? - При обработке сборов в 1960-70-е годы виды *C. punctatus* и *C. pulicaris* не разделялись, и материал из большинства точек определён как *C. pulicaris*.

NOTES. Collections in the vicinity of the “Sayany” resort were made only in June-July. ? – In the material collected and processed in the 1960-70s, *C. punctatus* was not distinguished from *C. pulicaris*, and the material from most of localities was identified as *C. pulicaris*.

ти лесных видов — *C. grisescens*, *C. stigma* и почти всех видов группы *obsoletus*.

Жёсткие климатические условия горных районов Южной Сибири и повсеместное распространение вечной мерзлоты обуславливают моновольтинный жизненный цикл большинства массовых видов мокрецов. Лишь в некоторых мелких прогреваемых водоёмах (см. выше), а также в районах с более мягким климатом (Приамурье, Приморье) отдельные виды (например, *C. pulicaris*, *C. sinanoensis*) могут давать второе поколение в году, которое уступает по численности первому.

Таким образом, ландшафтно-климатические условия территории, биотопы развития личинок и антропогенное воздействие определяют видовой состав и сезонную динамику численности кровососущих мокрецов в различных регионах Сибири.

Литература

Амосова И.С. 1956. Фауна и биология мокрецов рода *Culicoides* (сем. Heleidae) Приморского края // Энтомологическое обозрение. Т.36. №1. С.235–238.

Боброва С.И., Глущенко Н.П., Кухарчук Л.П., Мирзаева А.Г. 1980. Кровососущие двукрылые насекомые в районах строительства Байкало-Амурской магистрали // Давыдова М.С. (ред.). Паразитические насекомые и клещи Сибири. Новосибирск: Наука. С.5–71.

Глухова В.М. 1989. Кровососущие мокрецы родов *Culicoides* и *Forcipomyia* (Ceratopogonidae) // Фауна СССР. Новая серия. №139. Насекомые двукрылые. Т.3. Вып.5а. Ленинград: Наука. С.1–408.

Глухова В.М. 2002. Об автогенности и её значении в эволюции низших двукрылых (Diptera, Nematocera) и слепней (Tabanidae) // Энтомологическое обозрение. Т.81. №3. С.547–562.

Глущенко Н.П. 1969. Фауна и экология мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) верхнего бассейна р. Лены. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Томск. С.1–23.

Глущенко Н.П. 1972. Кровососущие мокрецы (Diptera, Ceratopogonidae) верхнего бассейна Лены // Труды Биологического института Сибирского Отделения РАН. Вып.11. Новосибирск: Наука. С.157–162.

Глущенко Н.П. 1974. О кровососущих мокрецах (Diptera, Ceratopogonidae) Тувы // Известия Сибирского Отделения АН СССР. №5. Вып.1. С.88–93.

Глущенко Н.П. 1987. Фаунистический обзор кровососущих мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) горных ландшафтов Сибири // Золотаренко Г.С. (ред.). Членистоногие Сибири. Новосибирск: Наука. С.118–125.

Глущенко Н.П., Мирзаева А.Г. 1976. К исследованию кровососущих мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) Горного Алтая // Известия Сибирского Отделения АН СССР. Серия биологическая. №45. Вып.3. С.64–69.

Горностаева Р.М. 1965. Биология мокреца *Lasiohelea sibirica* Bujan. (Diptera, Heleidae) – массового кровососа в районе строительства Красноярской ГЭС. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Москва. С.1–14.

Горностаева Р.М. 1978. Биология некоторых видов мокрецов (Ceratopogonidae) на юге Красноярского края // Паразитология. Т.12. Вып.4. С.297–305.

Горностаева Р.М., Гачегова Т.А. 1972. Преимагинальные фазы развития мокреца *Lasiohelea sibirica* Bujan. (сем. Ceratopogonidae) из Западных Саян // Паразитология. Т.6. №2. С.107–117.

Гуцевич А.В., Глухова В.М. 1970. Методы сбора и изучения кровососущих мокрецов // Методы паразитологических исследований. Вып.3. Ленинград: Наука. С.1–103.

Мирзаева А.Г. 1974. Кровососущие мокрецы (Diptera, Ceratopogonidae) Тункинской котловины // Коломиец Н.Г. (ред.). Фауна и экология насекомых Сибири. Новосибирск: Наука. С.110–115.

Мирзаева А.Г. 1980. О фауне и ландшафтной приуроченности кровососущих мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) Южного Приморья // Давыдова М.С. (ред.). Паразитические насекомые и клещи Сибири. Новосибирск: Наука. С.98–112.

Мирзаева А.Г. 1989. Кровососущие мокрецы (Diptera, Ceratopogonidae) Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. С.1–231.

Мирзаева А.Г., Болдаруева Л.В. 1976. Кровососущие мокрецы Муйской котловины // Черепанов А.И. (ред.). Материалы по экологии кровососущих членистоногих и по защите от них населения в зоне Байкало-Амурской магистрали. Новосибирск: Наука. С.83–98.

Мирзаева А.Г., Глущенко Н.П. 1976. Ландшафтно-экологические группировки мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) Сибири // Фауна членистоногих и гельминтов Сибири. Новосибирск: Наука. С.277–290.

Михайлов Н.И. 1961. Горы Южной Сибири. Москва: Государственное издательство географической литературы. С.1–239.

Природные условия и естественные ресурсы СССР. Предбайкалье и Забайкалье. 1965. Москва: Наука. С.1–492.